

УДК 591.48:599.537

Б. Г. Хоменко, А. П. Мангер

## РЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ ВЕРХНИХ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ У ДЕЛЬФИНОВЫХ (MAMMALIA, DELPHINIDAE)

Переход китообразных к водному образу жизни с сохранением легочного дыхания привел к глубоким морфологическим и функциональным преобразованиям всего организма, в частности, органов, связанных с дыхательной функцией — дыхала, назальных мешков, гортани. Несмотря на обилие литературных данных по общей анатомии указанных органов вопросы их интраорганной иннервации в настоящее время далеко не полностью разрешены.

Авторами было предпринято исследование источников иннервации надчерепного назального хода и гортани трех видов дельфинов: афалины (*Tursiops truncatus* M o n t.), белобочки (*Delphinus delphis* L.) и морской свиньи — (азовки) (*Phocaena phocaena* L.), населяющих Черное и Азовское моря. Материал фиксировали в 12-ном растворе нейтрального формалина в течение от 5—7 дней до 3 месяцев. Для выявления нервных структур и их терминальных отделов гистологические срезы импрегнировали солями азотнокислого серебра по Бильшовскому-Грос в модификации Б. И. Лаврентьева.

Изучение афферентной иннервации стенки воздухоносных мешков показало, что между строением ее различных участков и формой заложенных в них рецепторов существует определенная зависимость. Так, в наружных слоях эластической мембраны подавляющее большинство рецепторов представляет собой однотипные, свободные диффузные арборизации нервных волокон, снабжающие своими терминалями одновременно соединительную ткань, сосуды, железы и даже эпителий (рис. 1, 2). Более дифференцированные нервные окончания встречаются здесь в незначительном количестве. Нервные проводники, дающие начало этим образованиям, обладают сравнительно малым диаметром и утрачивают свою мякотную оболочку задолго до распада осевого цилиндра на терминальные ветви.

Нами обнаружены нервные окончания, иннервирующие одновременно несколько структур, чаще всего сосуды и окружающую соединительную ткань (рис. 2, в). Эти рецепторы известны в литературе под названием «поливалентных» (Лаврентьев, 1943; Григорьева, 1954). Структура большинства из них довольно проста: исходное нервное волокно делится на две ветви, одна из которых заканчивается на стенке сосуда, а другая — в окружающей соединительной ткани.

Б. И. Лаврентьев (1943) придает большое значение поливалентным рецепторам, считая, что они являются морфологическим выражением коротких аксон — рефлексов, осуществляющих путем антидромного проведения сосудорасширяющего импульса регуляцию местного кровообращения. Поливалентными рецепторами, по мнению Лаврентьева, следует считать также структуры, которые могут осуществлять одной своей частью рецепторную, а другой — эффекторную функцию. Е. К. Плечкова (1946) полагает, что поливалентные рецепторы представляют собой наиболее древние в филогенетическом отношении аппараты иннервации, приспособленные для поддержания прессорных реакций, которые

имеют место у низших животных и плодов млекопитающих и которые постепенно заменяются депрессорными реакциями и соответствующими рефлекторными механизмами. В последнее время Г. А. Григорьева (1954) выдвинула концепцию, согласно которой сосудисто-тканевые рецепторы регулируют обменные процессы на границе «капилляр — ткань», т. е. иными словами, они представляют собой морфологический

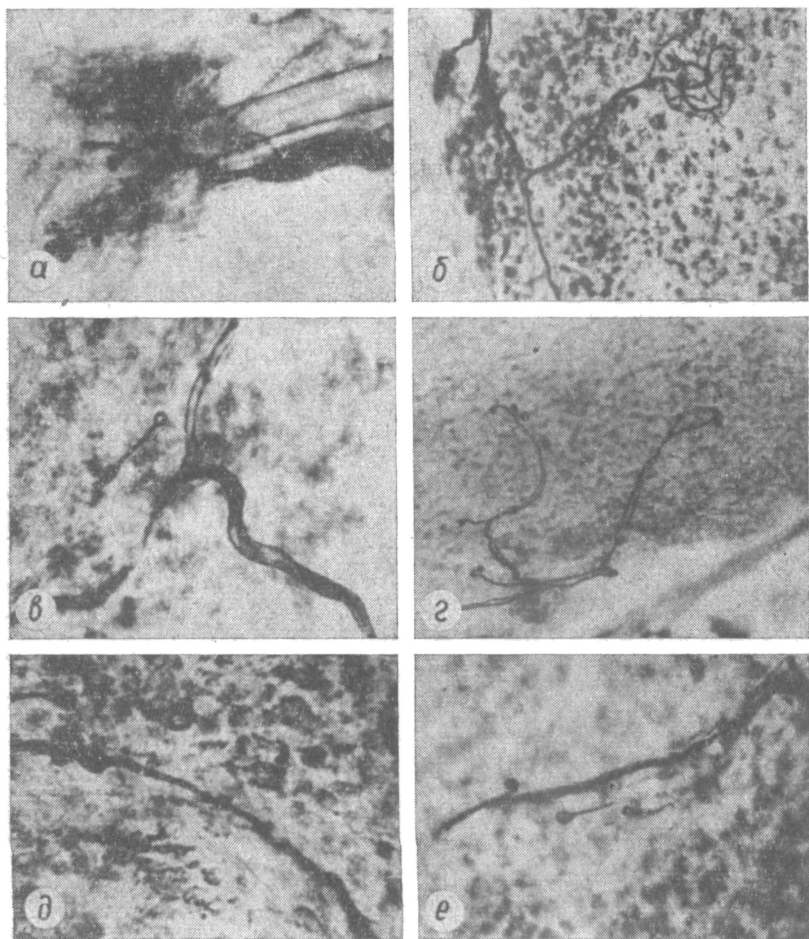


Рис. 1. Свободные рецепторы дыхала и назальных мешков у дельфиновых (импрегнация по Кампосу, об. 40, ок. 7):

а, б — кустиковидные рецепторы; в—г — петелькообразные и пуговчатые рецепторы.

субстрат хеморецепции. Эту точку зрения поддерживают Я. Л. Карганов (1964, 1966), А. А. Отелин, (1965), и др. Дело в том, что довольно часто одним из компонентов рецепторов поливалентного типа являются специальные клетки, которые, как показали экспериментальные работы с перерезкой нервов, являются производными шванновской глии. Такое толкование функционального назначения рецепторов поливалентного типа особенно заманчиво в свете гистохимических исследований В. В. Португалова (1955), считающего глиальные структуры периферических нервов ответственными за ферментативные и медиаторные процессы, протекающие здесь.

Таким образом, у дельфина, обладающего обильной системой кровоснабжения, сосудисто-тканевые рецепторы являются теми нервными аппаратами, через которые центральная нервная система управляет внутритканевым метаболизмом.

Другая группа нервных окончаний встречается в среднем (мышечном) слое стенки назального мешка. Мякотные волокна проникают туда

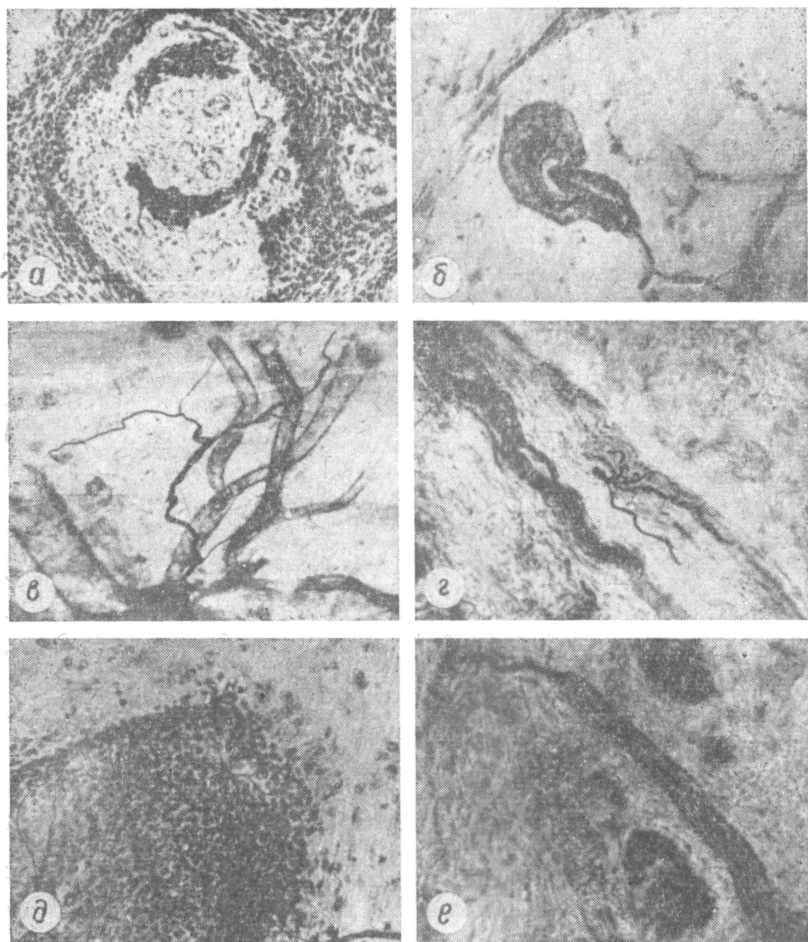


Рис. 2. Чувствительные нервные окончания дыхала и назальных мешков у дельфиновых (импрегнация по Бильшовскому-Грос, об. 20, ок. 10):

а, б, е — инкапсулированные тельца; в — рецептор поливалентного типа; г — периневральный кустик; д — свободные рецепторы лимфoidной железы.

вместе с безмякотными проводниками в составе общих смешанных нервных пучков. Те и другие распространяются по соединительнотканым прослойкам, связывающим между собой отдельные мышечные пучки. Часть мякотных волокон отделяется от безмякотных компонентов и проникает в промежутки между еще более мелкими группами мышечных волокон, а иногда и между отдельными мышечными клетками. Здесь, внутри соединительнотканых перегородок, они теряют мякоть и распадаются на короткие безмякотные ветви, которые вскоре переходят в кон-

цевые фибриллярные пластинки. Последние обычно расположены на специальных клетках и только в редких случаях непосредственно на мышечных элементах. Причем ядра специальных клеток крупными размерами, шарообразной формой и светлой окраской протоплазмы резко отличаются от вытянутых в длину и более темных ядер мышечных кле-

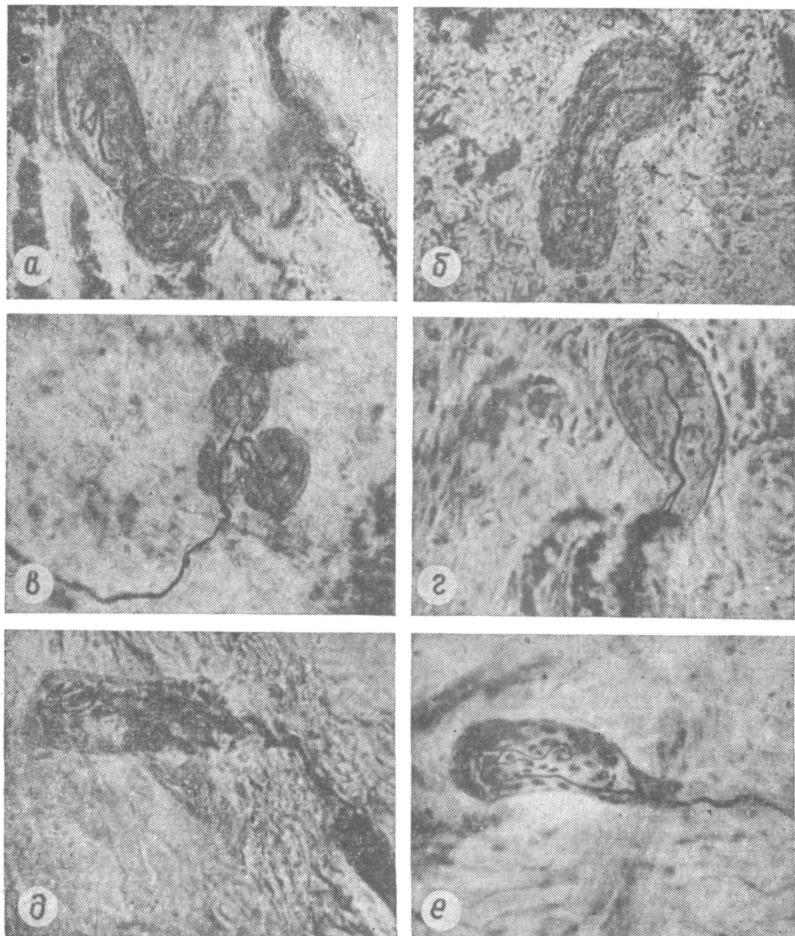


Рис. 3. Различные типы инкапсулированных нервных окончаний назального хода афалины (импрегнация по Кампосу, об. 20, ок. 7):

*а* — тельце Гольджи—Маццони; *б, г* — тельца Фатер—Пачини; *в, д, е* — колбы Краузе.

ток. По внешнему виду они сходны с ядрами швановских клеток и играют, по-видимому, роль передатчиков возбуждения с мышцы на нервное волокно.

Наиболее многочисленную группу встречающихся в стенке воздухоносного мешка рецепторов составляют инкапсулированные нервные приборы, отличающиеся друг от друга характером терминальных образований, строением капсул и количеством оканчивающихся в тельце нервных волокон. Основная масса этих рецепторов лежит непосредственно на границе между эластической мембраной и эпителием воздухоносных мешков (рис. 2, 3).

Инкапсулированные нервные приборы типа колб Краузе (рис. 2б,

3в, д, е) расположены не только в глубоких, но и в поверхностных слоях эпителиальной оболочки, часто прилегают вплотную к эпителию, а иногда и далеко вдаются в его толщу, окруженные тонкой прослойкой соединительной ткани. У этих инкапсулированных нервных телец стенки перинеурального футляра непосредственно переходят в капсулу окончания, а шванновские элементы формируют внутреннюю колбу. Величина инкапсулированных нервных приборов типа колб Краузе варьирует от  $45 \times 85$  до  $50 \times 125$  мкм. Отдельные терминальные веточки через межклеточные промежутки стенок колб часто выходят за пределы последних и заканчиваются в эпителии, образуя подобие свободных кустиков.

Особенности местоположения таких колб вблизи свободной поверхности эпителия стенки воздухоносного мешка представляют известный интерес в связи с указанием отдельных авторов о возможности проникновения возбудителей некоторых инфекций с поверхностей слизистой оболочки носа в перинеуральные щели периферических нервных волокон, а отсюда в центральную нервную систему. Большое количество концевых колб часто окружено капиллярами, но иногда находятся в тесном контакте с мелкими кровеносными сосудами. Кроме того, они прилегают к стенкам железистых образований воздухоносных мешков (рис. 2, е).

Эти оксососудистые образования описаны во многих органах и тканях (Иванов, 1945), и в частности в слизистой оболочке носа их наблюдали С. А. Плетнев (1957) и В. Ф. Лашков (1958). Авторы склонны расценивать подобные структуры как рецепторные аппараты, приспособленные для восприятия раздражений, связанных с изменением тонуса сосудистых стенок.

На тангенциальных срезах в соединительнотканых сосочках, вдающихся в эпителиальную выстилку мешка, были обнаружены инкапсулированные клубочки. Количество и плотность расположения витков различны. Клубочки имеют изогнутую форму и образованы одним, реже двумя и тремя мягкотными волокнами от 2 до 4 мкм в диаметре. Размеры телец  $48-100$  мкм. Для таких рецепторов характерна обширная внутренняя колба и капсула, составленная из 2—3 слоев клеток с небольшими вытянутыми в длину ядрами.

В некоторых случаях встречались своеобразные инкапсулированные окончания (рис. 3, д, е). Для таких чувствительных окончаний характерен особый способ образования терминалей. Нервное волокно, потеряв миелиновую оболочку, вступает во внутреннюю колбу тельца, проходит к противоположному полюсу, где поворачивает и идет обратно к месту своего внедрения. Здесь, не разветвляясь, оно делает несколько вытянутых к противоположному полюсу витков вокруг продольно расположенной петли. Получается спиралевидное расположение витков. Во внутреннюю колбу входит также тонкое безмякотное волокно, способ окончания которого установить не удалось. По-видимому, этот инкапсулированный рецептор снабжен аксессуарным волокном — аппаратом Тимофеева.

Исследования интраорганной иннервации слизистой оболочки гортани дельфинов указывают на большую насыщенность ее слизистой оболочки афферентными нервными приборами. Чаще всего это просто устроенные рецепторные аппараты, состоящие из истончающихся, ветвящихся и теряющихся между клетками нитей. Кроме ветвящихся нитей окончания могут быть булавовидными, усовидными, а также в форме петель и колечек (рис. 4). Описанные окончания встречаются чаще всего в подэпителиальном слое слизистой оболочки гортани, причем наибольшие их скопления приходятся на область входа в гортань, респираторной поверхности надгортанника и черпаловидных хрящей, ограничивающих дыхательную часть голосовой щели.

В слизистой оболочке гортани дельфина встречаются и сложно построенные инкапсулированные нервные окончания. Некоторые авторы (Лашков, 1963) считают, что эти окончания присущи только гортани человека, а у животных они не встречаются. Однако на наших препаратах мы обнаружили типичные инкапсулированные нервные окончания в слизистой оболочке гортани всех изученных видов дельфинов. Распо-

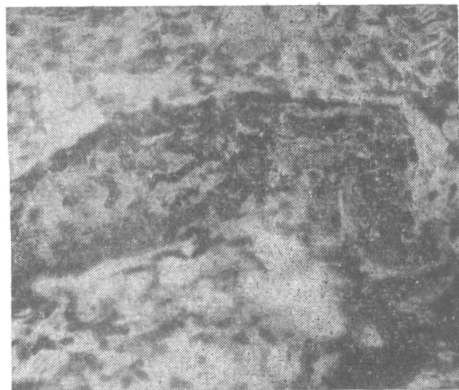
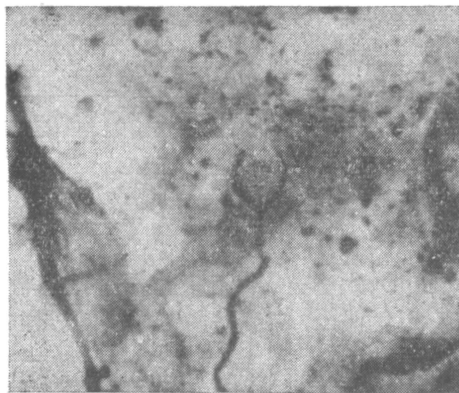


Рис. 4. Усвидное нервное окончание в слизистой оболочке респираторной поверхности надгортанника морской свиньи (об. 40, ок. 10).

Рис. 5. Единичная колба Краузе в слизистой оболочке перстневидного хряща афалины (окраска по Большовскому-Грос, об. 40, ок. 10).

ложены они, преимущественно, в подслизистом слое и представляют собой вытянутые, иногда несколько изгибающиеся образования, напоминающие колбы Краузе (рис. 5). Наибольшее количество указанных рецепторов приходится на область входа в гортань. Довольно обильно насыщена ими слизистая оболочка респираторной поверхности надгортанника, в меньшей степени — слизистая вентральной стенки гортани. В участках слизистой оболочки, покрывающей внутренние поверхности черпаловидных хрящей, а также дорсальную и латеральные стенки перстневидного хряща, обнаружить колбы Краузе удавалось лишь в очень редких случаях.

Чем ближе к эпителию расположены инкапсулированные нервные окончания, тем больше изменяется их форма. Из выгнутой они приобретают овальную и, наконец, округлую форму. В таких окончаниях хорошо заметна капсула. Внутри нее в окружении мелких, рыхло расположенных ядер иногда находится толстое нервное волокно с неровными контурами; занимающее примерно  $4/5$  длины капсулы. Подчас инкапсулированное нервное волокно как бы внедряется в эпителий, толщина которого в этом месте становится примерно вдвое меньше. Подобное уменьшение толщины эпителия в месте расположения нервных окончаний наблюдается не только при наличии инкапсулированных, но и над свободными неинкапсулированными окончаниями. Этот факт имеет, по-видимому, важное значение и связан не столько с иннервацией соединительной ткани и эпителия, сколько со способностью воспринимать раздражения, возникающие при движении воздуха в просвете гортани. По ходу нервных стволов и пучков, самостоятельно идущих или составляющих петли нервных сплетений слизистой оболочки гортани дельфинов, чаще всего в местах их пересечений, встречаются нервные клетки, распо-



ложенные по одной между волокнами и плотно прилегающие к ним. Иногда нервные волокна расходятся, образуя небольшое пространство, в котором находятся одна или две клетки. Некоторые стволы расщепляются на два пучка, между которыми сгруппированы нервные клетки, формирующие микроганглии (рис. 6). В составе последних количество

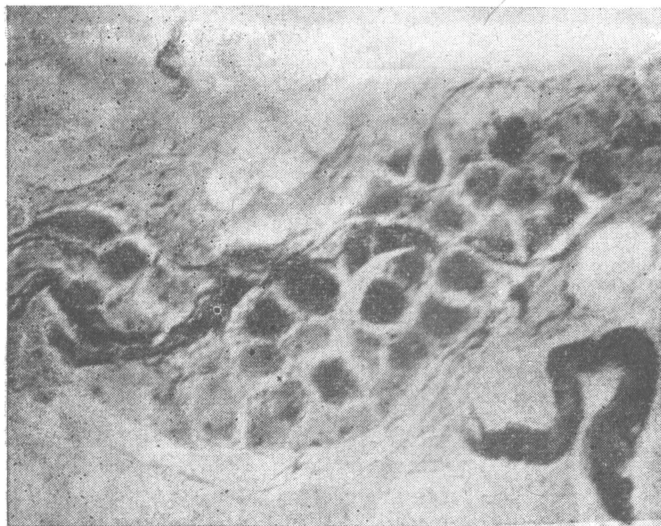


Рис. 6. Скопление ганглиозных клеток в слизистой оболочке вентральной стенки гортани белобочки (окраска по Бильшовскому-Грос, об. 40, ок. 10).

клеток различно: в одних лишь несколько, в других — десятки и даже сотни, чаще всего сконцентрированных в одном месте.

Описываемые ганглиозные клетки являются полигональными, довольно крупными, с интенсивно окрашенной нейроплазмой и большим, иногда эксцентрично расположенным ядром. По строению они напоминают клетки Догеля 2-го типа. Наибольшее их количество в виде узлов обнаружено по ходу внутренней ветви краниального гортанного нерва и в слизистой оболочке респираторной поверхности надгортанника и вентральной стенки гортани. Здесь постоянно встречаются скопления нервных клеток в виде маленьких ганглиев, часто состоящих из 3—5 нервных клеток. Эти маленькие нервные узлы находятся в местах ветвления нервных стволиков. Таким образом, в гортани дельфиновых нервные узлы встречаются чаще всего в тех местах, где много железистой ткани. Этот факт позволяет предположить, что в составе нервно-клеточного аппарата гортани имеются чувствительные нейроны, воспринимающие импульсы от желез, соединительной ткани и кровеносных сосудов. Параллельно с впуртенной ветвью краниального гортанного нерва в гортань входит краниальная гортанная артерия. Судя по тому, что крупный нервный узел постоянно расположен в месте входа в гортань краниальной гортанной артерии и ее ветвей, а в области расположения нервно-клеточного аппарата представлены кровеносные сосуды разного калибра, можно думать, что в нервных узлах гортани имеются и вегетативные нервные клетки, посылающие постганглионарные волокна к гладким мышцам сосудов.

Регуляция как внешней функции органа, так и всех внутренних процессов, протекающих в нем, осуществляется всеми этажами нервной

системы вплоть до коры головного мозга по принципу рефлекса. Местные рефлекторные дуги, замыкающиеся в нервных узлах, заложенных в самом органе, находятся в подчинении вышележащих отделов центральной нервной системы. По литературным данным (Догель, 1896; Плошко, 1896; Батырева, 1949; Колосов, 1951; Грачева, 1956; Лашков, 1958) в нервных узлах гортани имеются и чувствительные и вегетативно-двигательные клетки для гладкой мускулатуры. Если это так, то местные рефлекторные дуги гортани замыкаются именно в собственных, внутрисеночных нервных узлах. При этом рецепторы, разветвляющиеся внутри ганглия, и коллатерали аксонов сигнализируют в центральную нервную систему о его функциональных состояниях, тем самым включая рефлекторные дуги следующих этажей в цепь регулирующего влияния нервной системы на гортань.

## ЛИТЕРАТУРА

- Батырева Г. А. К вопросу о морфологии нервного аппарата надгортанника. Канд. дис. Казань, 1949, с. 96—111.
- Григорьева Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. М., Медгиз, 1954, с. 132—136.
- Грачева М. С. Морфология и функциональное значение нервного аппарата гортани. М., Медгиз, 1956, с. 7—24.
- Догель А. С. Фибриллярное строение рецепторного аппарата кожи человека и животных.— Зап. АН, 1896, 17, 2, с. 3—12.
- Иванов Г. Ф. Нервы и «органы» чувств сердечно-сосудистой системы. М., Медгиз, 1945, с. 116—134.
- Караганов Я. Л. О нервном аппарате преддверия рта человека. В кн.: Морфологические закономерности периферической иннервации (Труды Кишиневского мед. ин-та, 1964, 23, с. 47—48).
- Караганов Я. Л. К афферентной иннервации преддверия рта человека. В кн.: Вопросы морфологии нервной системы (ред. В. Н. Терновский), М., Медгиз, 1966, с. 57—59.
- Колосов И. Г. Рецепторы ганглиев вегетативной нервной системы.— Архив АГЭ, 1951, № 1, с. 312—314.
- Лаврентьев Б. И. Морфология рецепторов. Тез. докл. юбилейн. сессии ВИЭМ. Минск, 1943, с. 16—17.
- Лашков В. Ф. К иннервации слизистой оболочки респираторной зоны полости носа. Тез. докл. XI ВСАГЭ, К., 1958, с. 71—73.
- Отелин Л. А. О зависимости строения инкапсулированных рецепторов от их функций.— Вопр. физиол., 1965, № 5, с. 67—71.
- Плечкова Е. К. Реакция нервной системы организма на хроническое повреждение периферического нерва. М., Медгиз, 1948, с. 136—147.
- Португалов В. В. Очерки гистофизиологии нервных окончаний. М., Медгиз, 1955, с. 34—48.
- Плетнев С. А. К микроморфологии иннервации респираторной области носа человека. Тез. докл. I. Белорус. конф. анат. гистол., эмбриол. и топографоанатомов. Минск, 1957, с. 109—111.
- Плошко А. К. О нервных окончаниях в гортани и дыхательном горле млекопитающих. Казань, 1896, с. 19—36.
- Лашков В. Ф. Иннервация органов дыхания. М., Медгиз, 1963, с. 34—37.

Институт зоологии  
АН УССР

Поступила в редакцию  
23.VI 1976 г.